



44. Ed. Fischer: Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Phalloideen.

(Eingegangen am 16. Oktober 1930. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

Die Phalloideen bilden durch den Besitz des sogenannten Receptaculum, dessen Pseudoparenchym heute allseitig als sterile Hymenialbildung angesehen wird, eine sehr einheitliche Gruppe der Gasteromyceten. Aber dennoch hat die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte ihrer Fruchtkörper gelehrt, daß die beiden Untergruppen derselben, die Clathraceen und die Phallaceen in ihrem ganzen Bauplane durchaus verschieden sind (siehe die zusammenfassende Darstellung bei ED. FISCHER 1898 und bei E. GÄUMANN 1926 p. 555—583). Ihre gegenseitigen Beziehungen sind mehrfach und in neuester Zeit namentlich wieder von LOHWAG (1924 a u. b, 1926) besprochen worden, der besonders durch seine Unterscheidung eines „koralloiden“, „mehrhütigen“ und „einhütigen“ Bautypus für die vergleichende Morphologie der Gasteromyceten wertvolle Gesichtspunkte gebracht hat. Die folgende Erörterung soll einen weiteren Beitrag zur Abklärung dieser Fragen bringen.

Wir gehen dabei am besten von den Clathraceen aus. Für ihre Anschlüsse nach unten hat schon vor Jahren REHSTEINERS (1892) Untersuchung über *Hysterangium* Klarheit gebracht. Nach LOHWAGS Bezeichnung gehören sie dem „mehrhütigen“, „multipilen“ Bautypus an. Am reinsten tritt uns dieser bei *Clathrus* entgegen: man findet hier, wie ich (1890) gezeigt habe, in den Jugendstadien der Fruchtkörper einen kurzen, vom Grunde aufsteigenden Strang von gallertigem Geflecht (Columella), von dem nach allen Seiten dicke Zweige abgehen, die sich an ihren Enden schildförmig ver-

breitern, und von denen später die Tramabildungen abgehen. Jeden dieser Zweige mit seiner Endverbreiterung kann man mit LOHWAG als „Hut“ bezeichnen. — In dieser Beziehung zeigen nun die Jugendzustände von *Clathrus* Übereinstimmung mit denen von einfacheren Gasteromycetenformen, die kein Receptaculum besitzen und die wir daher zu den Hymenogastrineen stellen, nämlich mit den Hysterangiaceen *Phallogaster* (s. ED. FISCHER, 1900, Fig. 37 und FITZPATRICK, 1913, Taf. V) und *Protubera* (s. ALFR. MÖLLER, 1895, Taf. VI, Fig. 2—6). In noch jüngeren Entwicklungsstadien dieser beiden Gattungen und vielleicht auch von *Clathrus* (s. ED. FISCHER, 1890, Fig. 1) ist die schildförmige Endverbreiterung der genannten Zweige noch nicht bemerkbar, so daß sie sich hierin nicht wesentlich unterscheiden von den frühen Jugendstadien der von REHSTEINER (1892) und FITZPATRICK (1913) untersuchten Hysterangien, bei welchen die vom axilen Gallertgeflecht abgehenden Zweige sich später bloß in Tramabildungen verästeln¹⁾. LOHWAG spricht hier von einem „koralloiden“ Typus. Alle diese Formen stimmen mit den Phalloideen auch in der gallertigen Beschaffenheit des Tramageflechtes und in ihrer Sporenform überein.

Clathrus macht also in seiner Entwicklung Stadien durch, die solchen der genannten Hysterangiaceen entsprechen. Stellt man sich auf den Boden des „Biogenetischen Grundgesetzes“, so wäre also *Clathrus* von *Hysterangium* oder *hysterangium*-ähnlichen Formen abzuleiten, und man könnte daher die Gattungen *Hysterangium*, *Phallogaster* und *Protubera* mit *Clathrus* zu einer Verwandtschaftsreihe mit aufsteigender Differenzierung anordnen.

An *Clathrus* schließen sich nun die übrigen Clathraceen an. Diese bilden eine derartig gleitende Formenserie, daß es schwer hält, die einzelnen Gattungen abzugrenzen: *Clathrus* mit seinem ungestielten, hohlkugeligen, gleichmäßig gitterigen Receptaculum leitet zu *Clathrella* und *Colus* über, bei denen die Receptaculum-maschen z. T. vertikal verlängert sind und ein Stiel aufzutreten beginnt. Dann folgt weiter *Pseudocolus*, dessen Receptaculum nur eine einzige Reihe spaltförmiger Maschen besitzt, die durch vertikale, am Scheitel verbundene Äste gebildet werden. Bei *Anthurus* sind die Äste (mitunter nicht alle) an der Spitze voneinander abgelöst, und bei *Aseroë* breitet sich das obere Ende des Receptaculumstieles

1) Es gibt aber unter den Hysterangien auch solche, deren Trama-verzweigungen endständig plattenartig verbreitert sind, so z. B. das von uns (1908) unter der Bezeichnung *Hysterangium* Nr. 258 beschriebene *H. Fischeri* Doge.

saumförmig aus und gibt horizontal ausstrahlende Arme ab, die allerdings in den Jugendstadien nach oben zusammenneigen.

Dabei ist es nun aber sehr wichtig hervorzuheben, daß alle diese Formverhältnisse schon in den allerjüngsten Fruchtkörperentwicklungsstadien gegeben sind: man kann schon bei den ersten Differenzierungen des Fruchtkörpers z. B. eine *Aseroë* oder einen *Anthurus* oder *Colus* von *Clathrus* unterscheiden.

Die Verschiedenheiten zwischen den Formen dieser Reihe bestehen also nicht im Differenzierungsgrade, sondern sie sind schon im Grundplane gegeben: Die erwachsenen Zustände weichen nicht stärker voneinander ab als die jugendlichen Stadien. Man kann somit hier nicht wie bei der Hysterangiaceen-*Clathrus*-Reihe von einer Verwandtschaftsreihe mit aufsteigender Differenzierung reden, sondern es handelt sich um eine fast lückenlos gleitende Reihe von Parallelförmigkeiten. Für diese sind aber einfache Ausgangsformen, wie wir sie für *Clathrus* unter den Hysterangiaceen erblicken, nicht nachgewiesen. Ausdrücklich ist noch darauf hinzuweisen, daß auch die kleinsten „individuellen“ Verschiedenheiten innerhalb einer Art dieser Clathraceen, wie z. B. Form und Zahl der Gittermaschen bei *Clathrus*, *Clathrella* und *Colus*, die Zahl der Äste bei *Anthurus*, schon bei der ersten Differenzierung der Fruchtkörper gegeben sind.

Von den Clathraceen unterscheiden sich nun die Phallaceen schon in den frühen Fruchtkörper-Entwicklungsstadien dadurch, daß bei ihnen der axile Strang von gallertigem Geflecht unverzweigt ist, daß er sich in seinem oberen Teile erweitert und einen glockigen Hut bildet, von dessen Unterseite in der Richtung gegen die Achse hin die Tramabildungen als heranwachsende, sich verzweigende Wülste abgehen. Es handelt sich hier nach LOHWAGS Bezeichnung um einen „einhütigen“ „unipilen“ Grundplan. — Wenn man aber nun die einzelnen Gattungen der Phallaceen untereinander vergleicht, so erkennt man, daß sie innerhalb dieses Rahmens im Verlaufe ihrer Ontogenie eine verschiedene Differenzierungshöhe erreichen: Bei *Xylophallus* und einem Teile der *Mutinus*-arten entsteht ein Receptaculum nur um den axilen Strang herum. Bei den einfacheren *Ithyphallus*-Arten bildet sich über dem inneren Ende der Tramaplatten der glockige Receptaculumhut, bei *Ithyphallus impudicus* außerdem noch eine Indusiumanlage, die jedoch nicht zur Ausbildung gelangt. Bei *Echinophallus* kommt es zur pseudoparenchymatischen Entwicklung eines kleinen kragenartigen Indusiums. Bis schließlich bei *Dictyophora* das bekannte prachtvolle, netzige Indusium auftritt. Wir haben es also überall

mit Formen vom nämlichen Grundplan zu tun, der aber im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung bei den verschiedenen Gattungen eine verschiedene Differenzierungsstufe erkennen läßt. Wir stehen also hier wie bei der *Hysterangium-Clathrus*-Reihe vor einer Verwandtschaftsreihe mit aufsteigender Differenzierung. Dagegen besteht ein prinzipieller Unterschied zwischen der Phallaceenreihe und der *Clathrus-Aseroë*-Reihe.

Dies letztere muß nun im Auge behalten werden, wenn man die Anschlüsse der Phallaceen klarlegen will. Es sind über diese bisher zwei verschiedene Ansichten geltend gemacht worden: Die eine führt die Phallaceen auf einfacher gebaute Gasteromyceten zurück: REHSTEINER (1892) weist auf die Möglichkeit hin, daß *Hymenogaster* in Frage kommen könnte, indem bei dem von ihm als *Hymenogaster decorus* untersuchten, später von BUCHOLTZ als *H. Rehsteineri* benannten Pilz die Bildung der Tramawülste von einer glockigen Geflechtszone ausgeht, welche die obere Fruchtkörperseite einnimmt, was ungefähr der Anordnung der Phallaceen entspricht. Nur fehlt der axile Geflechtsstrang. MÖLLER (1895) nimmt, ebenfalls mit Zurückhaltung, diese Auffassung auf und weist auf die Möglichkeit hin, daß *Aporophallus* den Übergang vermittelt. Später habe ich (1900 p. 67 ff.) *Secotium* als Ausgangspunkt der Phallaceen ins Auge gefaßt. Bei diesen Auffassungen käme man also dazu, die Anschlüsse der Clathraceen und der Phallaceen bei systematisch ziemlich weit auseinanderstehenden Gasteromycetengruppen zu suchen, und also die Phalloideen als Ganzes als das Resultat einer Konvergenz zu betrachten. Man kann aber gegen diese Vorstellung Einwände erheben: Einmal erscheint es unwahrscheinlich, daß eine so gleichartige Gruppe wie die Phalloideen zwei so verschiedene Ausgangspunkte haben soll. Außerdem ist es doch etwas mißlich, die Phallaceen von Gruppen abzuleiten, die weder in ihrem anatomischen Bau (*Hymenogaster* und *Secotium* haben keine Gallertgeflechte) noch in ihren Sporen mit ihnen übereinstimmen. Und was speziell *Secotium* und seine Verwandten anbelangt, so unterscheiden sie sich außerdem noch durch das Vorhandensein einer Ringhöhle unter der Hutanlage oder durch die gymnocarpe Entstehung des Hutes, während bei den Phallaceen die Differenzierungsvorgänge im Innern einer ganz kompakten Fruchtkörperanlage vor sich gehen.

Nach der andern Auffassung werden die Phallaceen direkt von den Clathraceen abgeleitet. Ich hatte bereits früher (1910) auf die Möglichkeit einer Verbindung zwischen *Aseroë* und *Ithyphallus* hingewiesen und eine Zwischenform zwischen denselben

theoretisch konstruiert. Meine damalige Schlußfolgerung (l. c. p. 610) lautete: „Es wäre also doch denkbar, was bisher ausgeschlossen erschien, nämlich, daß eine Verbindung zwischen Clathraceen und Phallaceen besteht und zwar durch Vermittlung von *Aseroë*. Aber es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß damit nur eine Möglichkeit ausgesprochen sein soll, für die Beweise fehlen. Vor allem kennen wir die oben angenommene, theoretisch konstruierte Zwischenform in Wirklichkeit nicht Sodann ist noch das weitere Bedenken zu äußern, ob es zulässig sei, die Phallaceen *Ithyphallus* und *Mutinus* von *Aseroë* abzuleiten, während gewisse *Ithyphallus*-Arten wie *I. impudicus* viel eher als *Dictyophora*-Arten mit reduziertem Indusium anzusehen sind¹⁾, andere dagegen ebenso wie auch die *Mutinus*-Arten mehr den Eindruck von primitiven als von rückgebildeten Formen machen Es erscheint daher vor der Hand immer noch plausibler, die Clathraceen und die Phallaceen wie bisher als zwei getrennte Reihen zu betrachten und die soeben besprochenen Beziehungen der Phallaceen zu *Aseroë* zu den Konvergenzerscheinungen zu rechnen“ Auch GÄUMANN (1926) erörtert diese Frage und faßt seinen Standpunkt mit den Worten zusammen: „. . es scheint mir doch, daß diese Ableitung der Phallaceen von den Clathraceen über *Aseroë* und *Ithyphallus* viel mehr Wahrscheinlichkeit in sich schließt als jede andere Ableitungsmöglichkeit. Insbesondere ist sie viel plausibler als die direkte Ableitung der Phallaceen von den Agaricales (Secotiaceen!), denn es wäre schwer zu verstehen, warum die Clathraceen und Phallaceen als Konvergenzerscheinung eine so völlig gleiche Differenzierung ihrer Gewebe erreicht haben sollten, wo ihnen doch so viele andere Differenzierungsmöglichkeiten offen stehen“. — Auch LOHWAG (1924 a und b) kommt zum nämlichen Resultat, gestützt auf seine Ableitung der Einhütigkeit von der Mehrhütigkeit („*Phallus* ist einem einhütigen *Clathrus* vergleichbar“), und stellt die Reihe auf: Hysterangiaceae → Clathraceae → Phallaceae.

Alle diese Schwierigkeiten würden eine Lösung finden, wenn es gelänge eine Hysterangiacee zu finden, die in ihrem Bauplan den Phallaceen entspricht, d. h. einhütig ist. Am besten würde dies nun realisiert, wenn der von JOHNSTON (1902) eingehend untersuchte *Rhopalogaster transversarius*, der früher in der Literatur unter dem Namen *Cauloglossum transversarium* figurierte,

1) Heute möchte ich, wie oben dargelegt, *I. impudicus* eher als Vorstufe zu *Echinophallus* und *Dictyophora* ansehen.

wirklich zu den Hysterangiaceen gehörte. Wir haben denselben leider nicht selber gesehen. Nach JOHNSTONs Beschreibung handelt es sich um einen keulenförmigen, gestielten Pilz, dessen Fruchtkörper von unten bis oben von einer einfachen Columella durchzogen ist. Von dieser Columella sagt JOHNSTON: „The firm sub-gelatinous¹⁾ axis consists of branching hyphae closely interwoven, and running more or less parallel“. An der Columella entspringen die Tramaplatten, die in den Jugendstadien genau so wie bei den Hysterangiaceen und Phalloideen als Wülste angelegt werden. Leider gibt JOHNSTON aber nichts über die Konsistenz der Trama an, so daß es nicht sicher ist, ob sie aus Gallertgeflecht besteht. Aber hinwiederum scheinen uns die Sporen in ihrer Form ziemlich übereinstimmend mit denen der Phalloideen und Hysterangiaceen, höchstens etwas mehr gerundet zu sein. In der Reife wird die Gleba durch unregelmäßigen Zerfall der Peridie stellenweise bloßgelegt, dann scheint sie zu zerfließen. Letzteres nach einer Notiz von THOS. F. WOOD bei LLOYD (1903): „It grows . . . in a loamy soil under the undergrowth . . . I found the remains of many of them in a semiliquid state“. Die Zugehörigkeit von *Rhopalogaster* zu den Hysterangiaceen ist somit, wenn auch nicht ganz sicher, so doch wahrscheinlich²⁾, und in diesen Falle ließe er sich sehr wohl als Ausgangspunkt der Phallaceen betrachten. Freilich müßte man auch dann zugeben, daß zwischen ihm und den einfachsten Phallaceen noch Zwischenglieder fehlen: der axile Strang verbreitert sich bei *Rhopalogaster* am Scheitel nicht hutartig, so daß der Ausdruck „einhütig“ nicht ganz paßt, und die Tramaplatten gehen daher auch nicht von einem glockigen „Hut“ in der Richtung gegen die Achse ab, sondern sie entspringen seitlich an der Columella. Wenn man aber bedenkt, daß bei den Phalloideen die Stielwandkammern als Hymenophore und das Pseudoparenchym der Kammerwände als sterile Hymenien aufzufassen sind, so kann man

1) Von uns gesperrt.

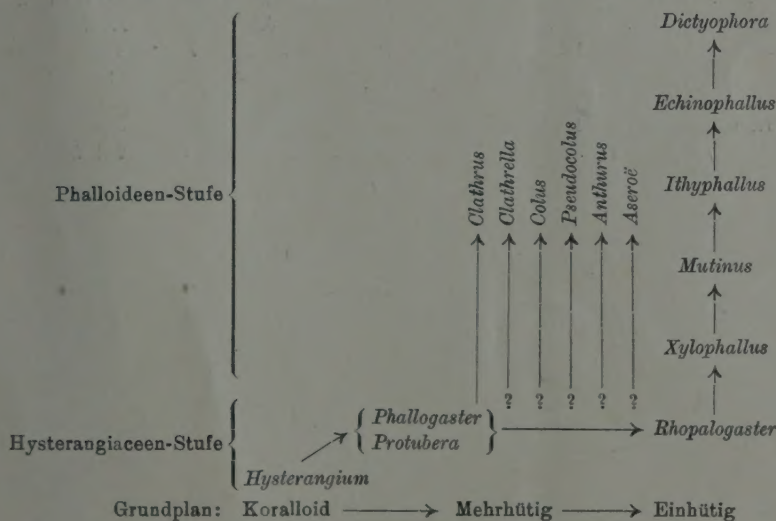
2) JOHNSTON selber kommt in seiner Diskussion dieser Frage nicht zu einem ganz endgültigen Schluß. Er sagt: „It will thus be seen that . . . except for the presence of a complete columella, it (nämlich *Rhopalogaster*) may be very closely associated with forms belonging to, or at least that have been placed among, the Hysterangiaceae“. In den Basidien und Sporen erblickt er aber nicht so große Ähnlichkeit wie wir: „The genus *Hysterangium* . . . although dissimilar in respect to its basidia and spores possesses an almost complete, though much less clearly limited, columella; from which the gleba structures develop almost exactly as in *Rhopalogaster*“. — COKER und COUCH (1928) stellen *Rhopalogaster* noch zu den Secotiaceen, wie ich es früher (1898) getan.

den Unterschied so formulieren: *Rhopalogaster* unterscheidet sich von den Phallaceen dadurch, daß ein Hut fehlt und dafür die am axilen Geflechtsstrang entspringenden Hymenophore als fertile Tramaplatten entwickelt sind.

Die Zurückführung der Phallaceen auf *Rhopalogaster* hat also noch sehr viel hypothetisches an sich, aber sie hat gegenüber der Ableitung von den Clathraceen den Vorteil, daß man so die Phallaceen als eine rein aufsteigende Parallelreihe zu der Hysterangiaceen → *Clathrus*-reihe auffassen kann. Und da *Rhopalogaster*, wenn er wirklich zu den Hysterangiaceen gehört, den Ausgangspunkten der *Clathrus*-Reihe nahesteht, so wird auch die immerhin etwas unnatürliche Convergenz der Phalloideen, die wir früher annahmen, vermieden resp. abgeschwächt. Es werden dann auch die Beziehungen zwischen *Ithyphallus* und *Aserö* leicht verständlich; denn wenn die Grundformen von Parallelreihen einander nahe verwandt sind, so müssen auch die höheren Glieder dieser Reihen Beziehungen zueinander zeigen.

Aber vielleicht wird die Zukunft noch einhütige Hysterangiaceen finden lassen, die noch bessere Anhaltspunkte für die Phallaceen darstellen.

Das folgende Schema soll unsere Vorstellungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Phalloideen in übersichtlicher Weise zur Darstellung bringen:



Zitierte Literatur.

- W. CH. COKER and J. N. COUCH. 1928. The Gasteromycetes of the Eastern United States and Canada, Chapel Hill.
- ED. FISCHER. 1890. Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Systematik der Phalloideen. Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. 32 I.
- , —. 1898. Phallineae, Hymenogastreae etc. in ENGLER und PRANTL. Natürliche Pflanzenfamilien Editio 1. Band I, 1** p. 276 ff.
- , —. 1900. Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Systematik der Phalloideen. III. Serie. Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. 36 II, p. 65—69: Die Verwandtschaftsverhältnisse der Phalloideen.
- , —. 1908. Zur Morphologie der Hypogaeen. Botanische Zeitung. Bd. 66, p. 141—168.
- , —. 1910. Die Fruchtkörperentwicklung von *Aseröë*. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 2 Sér. Suppl. 3 (Festschrift Treub), p. 595—614.
- H. FITZPATRICK. 1913. A comparative study of the development of the fruit body in *Phallogaster*, *Hysterangium* and *Gautieria*. Annales Mycologici 11, p. 119—149.
- E. GÄUMANN. 1926. Vergleichende Morphologie der Pilze. Jena (G. FISCHER).
- JOHN R. JOHNSTON. 1902. On *Cauloglossum transversarium* Fries (Bosc.). Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 38, p. 61—74.
- C. G. LLOYD. 1903. Mycological Notes No. 13, p. 137. Anmerkung.
- H. LOHWAG. 1924 a. Der Übergang von *Clathrus* zu *Phallus*. Archiv für Protistenkunde 49, p. 237—259.
- , —. 1924 b. Zur Stellung und Systematik der Gasteromyceten. Verhandl. der Zoolog.-Botan. Gesellschaft in Wien 74, p. 38—55.
- , —. 1926. Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Gasteromyceten. Beihefte zum Botan. Centralblatt 42, Abt. 2, p. 177—334.
- ALFR. MÖLLER. 1895. Brasilische Pilzblumen. Heft 7 der Botanischen Mitteilungen aus den Tropen, herausgegeben von A. F. W. SCHIMPER, Jena (G. FISCHER).
- H. REHSTEINER. 1892. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Gasteromyceten. Botanische Zeitung 52, p. 761 ff.
-